

Die Ausscheidung von Wassertropfen an den Blättern der Malvaceen und anderer Pflanzen

von

Dr. A. Nestler.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der k. k. deutschen Universität
in Prag.

(Mit 1 Tafel.)

I. Wasserausscheidung bei den Malvaceen.

Nach Volkens¹ gehören die Malvaceen zu jenen Pflanzen, welche keine Wasserausscheidung in flüssiger Form zeigen. Er beobachtete und untersuchte *Malva alcea*, *Malva neglecta* und *Althaea officinalis*, und zwar mit negativem Erfolg, sowohl was die Wassersecretion, als auch das Vorkommen von Wasserspalten und Gefäßausbreitungen in den Blattspitzen, respective Zähnen anbetrifft.

Meine Beobachtungen und Untersuchungen an einer Anzahl von Malvaceen lehren jedoch, dass hier unter günstigen Bedingungen sogar eine sehr starke Ausscheidung flüssigen Wassers stattfindet.

Es sollen zunächst die näheren Umstände der Ausscheidung, wie sie an den Species verschiedener Gattungen der genannten Familie und zwar sowohl an ganzen Pflanzen wie an abgeschnittenen Theilen derselben (beblätterten Sprossen und einzelnen Blättern) vorkam, des Näheren angegeben werden; hierauf werden die anatomischen Verhältnisse der Blattepidermis

¹ Über Wasserausscheidung in liquider Form an den Blättern höherer Pflanzen. Jahrb. des botan. Gartens, II, S. 192.

zergliedert und schliesslich die daraus sich ergebenden zulässigen Folgerungen gezogen, welche Organe möglicherweise die Secretion bewirken.

Althaea rosea (L.) Cav. Ganze Pflanze unter Glassturz im feuchten Raume bei diffusem Lichte; Ausscheidung flüssigen Wassers nach 12 Stunden sehr stark auf der Blattunterseite, und zwar in zahlreichen kleinen Tröpfchen, welche über die ganze Blattfläche zerstreut sind. Nach weiteren 12 Stunden ist die Ausscheidung auf dieser Blattseite sehr stark, das Wasser tropft von den Blättern ab; gleichzeitig ist auch eine schwache Secretion auf der Blattoberseite bemerkbar. Nach vier Tagen vom Beginne des Versuches an ist auch auf der Oberseite eine ziemlich starke Ausscheidung vorhanden, doch erreicht die Grösse derselben nicht die der Unterseite. Abgeschnittene, beblätterte Sprosse, ja selbst einzelne Blätter zeigen unter der Glocke im Brunnenwasser stehend eine ebenso starke Secretion und in derselben Zeit, wie die ganze Pflanze: zuerst nur auf der Unterseite, später auch auf der Oberseite; hier stets schwächer. Thaubeschlag ist vollständig ausgeschlossen, wie die wiederholten Versuche, ferner Controlobjecte und insbesondere die stets alkalisch reagirende, ausgeschiedene Flüssigkeit lehren. Auffallend war auch die Erscheinung, dass an vielen abgeschnittenen Sprossen und Blättern die Wassertropfen selbst bei längerer Dauer des Versuches sich nur auf der Blattunterseite zeigten.

Druckversuche: 1. Eingespresste Flüssigkeit = 2·5%ige Kupfervitriollösung; Höhe der Quecksilbersäule bei Beginn des Versuches = 10·5 cm. Nach 12 Stunden Ausscheidung in Tröpfchen auf der Unterseite stark, auf der Oberseite schwach. Deutliche Reaction bei Anwendung von Ferrocyanalkaliumpapier sowohl auf der Oberseite wie auf der Unterseite des Blattes. 2. Eingespresste Flüssigkeit = 5%ige Kupfervitriollösung; der Effect wie vorhin.

Althaea officinalis L. Dieselben Versuche, wie bei *A. rosea*, ergaben dieselben Resultate.

Althaea cannabina L. Versuche mit abgeschnittenen, in Wasser stehenden Sprossen; nach 15 Stunden sehr starke Ausscheidung auf der Blattunterseite in zahlreichen kleineren

und grösseren Tropfen, welche über die ganze Blattfläche zerstreut sind; auf der Oberseite in den Rinnen über den Gefässbündelbahnen bildet das Wasser zusammenhängende Streifen. Noch nach sechs Tagen findet nach Abtupfung der ausgetretenen Flüssigkeit erneuerte Ausscheidung statt.¹

Malva silvestris L. Abgeschnittene Blätter; schon nach 21 Stunden Ausscheidung auf der Unterseite in kleinen Tröpfchen und grösseren zusammengeflossenen Wassermassen; auf der Blattoberseite erst nach 48 Stunden eine schwache Secretion in Form kleiner Tröpfchen.

Malva parviflora L. Intacte, junge Pflanze; Ausscheidung auf beiden Blattseiten in derselben Zeit und scheinbar gleich stark.

Sidalcea candida A. Gray. Ganze Pflanze; starke Ausscheidung zunächst auf der Unterseite, das Wasser tropft nach 24 Stunden von den Blättern ab; später auch auf der Oberseite hie und da ein Tropfen.

Plagianthus pulchellus (Bonpl.) A. Gray. Junge, intacte Pflanze; nach kurzer Zeit Ausscheidung an den Enden der Blattzähne, sowohl auf der Ober-, wie auf der Unterseite; später ist die ganze Oberseite der Spreite schwach benetzt; es sieht so aus, als wenn eine einzige Wasserschichte über dieselbe sich ausbreiten würde.

Malope trifida L. Ganze Pflanze; nach 20 Stunden starke Ausscheidung auf der Blattunterseite; später auch auf der Oberseite, hier schwächer; denselben Effect bei abgeschnittenen Sprossen und einzelnen Blättern.

Kitaibelia vitifolia W. Wie bei *Malope*; nach 24 Stunden tropft das Wasser von den Blattspitzen.

Palava flexuosa Mast. Wie bei den beiden vorausgehenden Arten.

¹ Bei dieser wie bei einigen anderen Arten wurden an abgeschnittenen, in Wasser stehenden Sprossen ganz eigenthümliche Bewegungen der Blätter beobachtet, nachdem dieselben ungefähr 48 Stunden im feuchten Raume waren: alle Blattstiele krümmten sich derart nach abwärts, dass die morphologische Blattoberseite vollständig nach unten zu liegen kam. Die Versuche wurden stets bei diffusem Licht ausgeführt.

Abutilon Thompsoni (hort.). Ganze Pflanze; Ausscheidung bereits nach 12 Stunden auf der morphologischen Blattunterseite, und zwar theils in grösseren Tropfen auf den Nervenbahnen, theils in kleineren Tröpfchen, welche über die Blattfläche zerstreut sind. Erst nach 4 Tagen zeigt sich eine schwache Secretion auch auf der Blattoberseite, vorherrschend über den Nervenbahnen, während die Pflanze stets unter denselben Verhältnissen sich befand. Abgeschnittene beblätterte Sprosse und einzelne Blätter verhielten sich ebenso. Abgeschnittene Sprosse von *Abutilon album* zeigten bereits nach 12 Stunden auf der Blattunterseite eine deutliche Secretion.

Lavatera unguiculata Desf. Abgeschnittene Sprosse; Ausscheidung nach 15 Stunden auf der Blattunterseite in sehr zahlreichen, kleinen Tropfen, welche über die ganze Blattfläche zerstreut sind; nach 48 Stunden zeigte sich eine schwache Secretion auch auf der Blattoberseite in Form kleiner Tröpfchen.

Hibiscus unidens Lindl. Intacte, junge Pflanze mit noch vorhandenen Cotyledonen; Ausscheidung einzelner Tropfen am Rande der Cotyledonen und je ein Tropfen am Ende der Blättzähne auf der morphologischen Oberseite derselben; später tritt die Secretion auch auf der Unterseite deutlich hervor.

Aus diesen Einzelbeobachtungen geht zunächst mit Sicherheit hervor, dass eine liquide Secretion wahrscheinlich allen Malvaceen zukommt, und dass dieselbe unter sonst günstigen Bedingungen nicht nur an ganzen Pflanzen, sondern auch an abgeschnittenen Sprossen, ja selbst an einzelnen Blättern beobachtet werden kann. Es kann als Regel betrachtet werden, dass diese Erscheinung zuerst auf der Blattunterseite und später, bisweilen erst nach 48 Stunden und länger, auch auf der Blattoberseite, hier in geringerer Menge als dort, sichtbar wird.

Das auf der Blattunterseite ausgeschiedene Wasser zeigt sich zunächst in Form kleiner Tröpfchen, welche über die ganze Spreitenfläche gleichmässig vertheilt sind; auf der Blattoberseite macht sich bei Beginn der Secretion eine schwache Benetzung der Nervenbahnen bemerkbar, dann treten auch kleine über die Fläche zerstreute Tröpfchen auf. Sowohl bei intacten Pflanzen, als auch bei abgeschnittenen Pflanzentheilen ist das secernirte

Wasser oft schon nach 15 Stunden in solchen Mengen vorhanden, dass es von den Blättern abtropft. Diese Thatsache steht somit im directen Gegensatze zu der bisher gebräuchlichen Ansicht, dass die Malvaceen zu jenen Pflanzen gehören, welche keine liquide Secretion zeigen.

Dass man bisher dieses Phänomen an Freiland- oder Treibhauspflanzen vollständig übersehen hat, geht vielleicht daraus hervor, dass das Wasser in der Regel zunächst auf der Blattunterseite und erst später bei andauernd günstigen Umständen auch auf der Oberseite austritt.

Was den Ort der Ausscheidung, d. i. die Hydathoden der Malvaceen anbelangt, so ist darüber Folgendes zu sagen: Dass in den Blattzähnen keine besonderen Einrichtungen für die Wasserausscheidung vorhanden sind, wie bereits Volkens an einigen wenigen Beispielen gezeigt hat, geht schon daraus hervor, dass die Wassertropfen auf der ganzen Blattfläche vorkommen; Ausbreitungen der Gefässbündelenden, Epithemgewebe und Wasserspalten fehlen vollständig. Es sind mir nur zwei Fälle vorgekommen, nämlich junge Pflanzen von *Hibiscus unidens* Lindl. und *Plagianthus pulchellus* A. Gr., wo die Secretion Anfangs nur an den Enden der Blattzähne stattfindet. Hier an der Stelle der Vereinigung einiger Gefässbündelstränge sind nur einige wenige, frei endende, kurze Tracheiden zu erkennen; ein Epithem fehlt vollständig, ebenso Trichome auf der Epidermis, denen eventuell die Secretion zugeschrieben werden könnte; nur einige wenige Spaltöffnungen waren bemerkbar, welche sich nicht oder nur sehr wenig von den Luftspalten unterscheiden: sie haben bisweilen einen etwas weiter geöffneten Porus.

Die Beantwortung der Frage nach den Organen der Ausscheidung bei den Malvaceen ist neben anderen Gründen auch deshalb erschwert, weil bei diesen Pflanzen die Zellen der Blatt-epidermis in Beziehung auf Form und Inhalt sehr verschieden sein können. Diese Polymorphie tritt besonders bei der Gattung *Abutilon* hervor; man kann hier unterscheiden:

1. normale Epidermiszellen;
2. Schleimzellen, welche in der Flächenansicht der Blatt-epidermis weder durch Form noch durch Inhalt auffallen; bei

Anwendung von Böhmers Hämatoxylin treten sie sehr schnell und ausserordentlich deutlich hervor;¹

3. Spaltöffnungen;
4. kurze, mehrzellige blasig-kopfig gestaltete Haare;
5. lang gestielte, mehrzellige Drüsenhaare;
6. einzellige, conische Haare;
7. Büschelhaare.²

Die einzelligen conischen Haare und die sogenannten Büschel- oder Sternhaare, welche bei den Malvaceen sehr verbreitet sind (*Abutilon*, *Lavatera*, *Althaea*, *Palava*, *Plagianthus*, *Kitaibelia* u. A.) können wohl bezüglich der Wasserausscheidung ohne Weiteres ausser Betracht kommen. Die langen mehrzelligen Drüsenhaare, welche an dem sich verjüngenden Ende ein kleines, einzelliges, oft etwas in die Länge gestrecktes Köpfchen tragen, das sehr oft von einer dicken Secretmasse umgeben ist, fand ich bei der Gattung *Abutilon* in relativ geringer Anzahl, in etwas grösserer Menge auf der Blattunterseite von *Kitaibelia vitifolia* L.; bei den übrigen Arten habe ich sie nicht beobachtet. Auch diese spielen bei der Wassersecretion keine Rolle, was schon aus ihrem geringen Vorkommen hervorgeht. Indem ich vorläufig von den gewöhnlichen Epidermiszellen und den Schleimzellen absehe, soll zunächst die Frage erörtert werden, ob die liquide Secretion durch die kurzen, mehrzelligen, blasig gestalteten Trichome, oder durch die Spaltöffnungen, oder eventuell durch beide Organe erfolgt.

Die kleinen kopfigen Haare, welche allen von mir untersuchten Malvaceen zukommen — sie sollen ihrer Form wegen fernerhin kurz als Drüsenhaare bezeichnet werden, obwohl ihre Function bisher nicht mit Sicherheit erkannt worden ist — stimmen im Baue mit jenen Trichomen überein, welche

¹ Ausser anderen Färbemitteln fand ich für den Malvaceenschleim als das beste Böhmer's Hämatoxylin; mit demselben konnte ich nicht allein bei allen untersuchten Gattungen dieser Familie, sondern auch bei den nahe verwandten Tiliaceen die schleimführenden Zellen sehr schön nachweisen. Über die eigenthümliche Art der Schleimbildung in diesen Zellen werde ich demnächst an anderer Stelle berichten.

² Vergl. De Bary, Vergleichende Anatomie, S. 59. Nach G. A. Weiss sind es Büschelhaare, nach Anderen Sternhaare.

Haberlandt¹ als Hydathoden (= Wasserdrüsen) bei *Phaseolus multiflorus* bezeichnet hat; sie sind mehrzellig (Fig. 1—4); ausser 3—4 Scheidewänden normal zur Axe des Trichoms kommen in den oberen Zellen auch noch Theilungen parallel zur Axe vor; ein Stiel ist gewöhnlich nur durch eine oder zwei kleine Zellen angedeutet. Die Zahl (auf 1 *mm*² berechnet) und Vertheilung derselben auf den beiden Blattseiten ist aus der folgenden Tabelle zu erkennen, in welcher auch bezüglich der Spaltöffnungen die nöthigen Daten enthalten sind:

	Blattoberseite		Blattunterseite	
	Spaltöffnungen	Drüsenhaare	Spaltöffnungen	Drüsenhaare
<i>Athaea rosea</i> (L.) Cav.	40	5	80	6
» <i>canuabina</i> L.	23	9	185	20
» <i>officinalis</i> L.	45	5	110	8
<i>Malva silvestris</i> L.	65	6	150	4
<i>Sidalcea candida</i> A. Gray.	25	4	58	4
<i>Plagianthus pulchellus</i> A. Gray.	20	0	150	sehr vereinzelt
<i>Malope trifida</i> L.	40	5	65	5
<i>Kitaibelia vitifolia</i> W.	25	4	75	5
<i>Palava flexuosa</i> Mast.	45	7	75	5
<i>Abutilon Thompsoni</i>	0	4	65	7
<i>Lavatera unguiculata</i> Desf. ...	0	5	60	6
<i>Hibiscus unidens</i> Lindl.	25	4	40	5

Die kleinen Drüsenhaare kommen, wie man sieht, mit einer einzigen Ausnahme — *Plagianthus pulchellus* A. Gray. — auf beiden Blattseiten aller untersuchten Malvaceen vor, und zwar in derselben Anzahl oder auf der Unterseite etwas zahlreicher als auf der Oberseite. Die Spaltöffnungen zeigen eine ähnliche Vertheilung, nur mit dem Unterschiede, dass die Blattunterseite stets die grössere Anzahl derselben besitzt. Sehr bemerkens-

¹ Das tropische Laubblatt. Diese Sitzungsber., CIII. Bd., S. 509.

werth ist es, dass einerseits *Abutilon Thompsonii* und *Lavatera unguiculata* keine Stomata auf der Blattoberseite besitzen, anderseits *Plagianthus pulchellus* keine Drüsenhaare auf dieser Blattseite und auf der Unterseite nur sehr wenige erkennen lässt. Daraus ergibt sich von vornherein die Schwierigkeit, aus der Vertheilung der Spaltöffnungen und Drüsenhaare im Vergleiche mit der oben geschilderten, stets unter denselben Bedingungen bemerkbaren Ausscheidung von tropfbarflüssigen Wasser auf jene Organe zu schliessen, welche hier die Secretion bewirken. Es hat wohl zunächst mit Rücksicht auf *Abutilon* und *Lavatera* den Anschein, als ob in der Regel den Drüsenhaaren die Aufgabe der Wasserabsonderung zugeschrieben werden müsste; aber wenn man bedenkt, dass diese Haare auf der Blattoberseite in nahezu derselben Anzahl wie auf der Blattunterseite vorkommen und überall intact gefunden wurden, so lässt sich nicht einsehen, warum die Secretion auf der Oberseite stets bedeutend später — bisweilen sogar erst nach einigen Tagen — als auf der Unterseite eintritt, obwohl die Pflanzen stets unter den gleichen, günstigen Bedingungen sich befanden. Es muss ferner auf *Plagianthus pulchellus* und *Hibiscus unidens* hingewiesen werden: beide zeigen anfangs die liquide Secretion nur auf den Spitzen der Blatzzähne, und zwar auf der morphologischen Oberseite derselben in Form eines Tropfens, welcher immer grösser und grösser wird und endlich abtropft; bei *Plagianthus* tritt später auch auf der ganzen Oberseite eine wenn auch schwache Wasserausscheidung ein.

Da beide Species keine Drüsenhaare auf der Oberseite der Blatzzähne haben, *Plagianthus* überhaupt keine auf der Blattoberseite besitzt, so kann die Wasserausscheidung unmöglich durch die bezeichneten Trichome erfolgen; man findet hier ausser sehr vereinzelt conischen Haaren und gewöhnlichen Epidermiszellen noch Schleimzellen und Spaltöffnungen, welche gar nicht oder nur durch einen etwas weiteren Porus von den gewöhnlichen Luftspalten abweichen.

Ganz abgesehen davon, dass bei Anwendung künstlichen Druckes eine dreiprocentige Kupfervitriollösung in derselben Weise, wie das Wasser an den Blättern intacter Pflanzen austrat, was offenbar nicht durch die Drüsenhaare geschehen

konnte¹ (drei Versuche wurden mit *Althaca* und *Abutilon* gemacht), ist noch zu erwähnen, dass bei Experimenten mit ganzen Pflanzen oder abgeschnittenen und in Wasser stehenden Theilen derselben die Intercellularen des Blattmesophylls nach 24stündiger Dauer des Versuches wenigstens zum Theil mit Wasser erfüllt waren. Das weist nun wieder auf die Spaltöffnungen als die Austrittsorte hin.

Indem ich von den gewöhnlichen Epidermiszellen absehe, muss ich noch die allgemein auf beiden Blattseiten aller Malvaceen vorkommenden, sehr eigenthümlich gebauten Schleimzellen vorläufig kurz besprechen.

Viele Epidermiszellen lassen in der Flächenansicht scheinbar ein rundes oder ovales oder verschieden anders gestaltetes Loch erkennen, welches hell rosa erscheint (Fig. 5, 6). Querschnitte (mit Benützung von Alkoholmaterial und in Alkohol untersucht) erklären sofort diese scheinbaren Perforationen (Fig. 7). Die an der Innenwand mancher Zellen auftretenden Schleimschichten sind um eine sackartig in die Zelle hineinragende, sehr dünne Membran gelagert; der Raum zwischen dieser und der Aussenmembran der betreffenden Zelle ist mit Plasma und einem Zellkern versehen, der fast stets an der Mündung der sackartigen Ausstülpung liegt (Fig. 7—9). Der innere Bau dieser Schleimzellen kann im Allgemeinen ein sehr verschiedener sein, doch stets ist jene dünne, die Schleimschichten begrenzende Membran zu erkennen. Dass diese Grenzlinie wirklich eine Membran ist, beweisen die entsprechenden Untersuchungen, die ich an einem anderen Orte demnächst ausführlich besprechen werde. Es scheint mir nun die Möglichkeit vorhanden zu sein, dass durch Quellung der Schleimschichten ein Druck auf den übrigen Zellinhalt nach aussen hin stattfinden und eine liquide Secretion bewirkt werden kann.

Aus allen diesen Erörterungen geht hervor, dass bezüglich der Organe der Wasserausscheidung bei den Malvaceen nichts Sicheres angegeben werden kann.

¹ Vergl. Nestler, Untersuchungen über die Ausscheidung von Wassertropfen an den Blättern, l. c. S. 545.

Es verdient noch hervorgehoben zu werden, dass bei allen Malvaceen (ganzen Pflanzen, wie abgeschnittenen Pflanzentheilen, welche in neutral reagirendem Wasser standen) die ausgeschiedenen Wassertropfen alkalisch, meistens sogar sehr stark alkalisch reagirten;¹ das Lackmuspapier nimmt bei Aufsaugung eines Tropfens sofort eine intensiv blaue Farbe an. Öfters konnte ich in den nach 24 stündiger Dauer des Versuches ausgeschiedenen Tropfen zahlreiche Bakterien nachweisen. Bei *Malope trifida*, *Sidalcea candida*, *Abutilon*-Arten u. A. fand ich in der ausgeschiedenen Flüssigkeit unter dem Mikroskope kleinere und grössere Partien einer schaumig aussehenden farblosen Substanz; bei Zusatz von Alkannatinktur oder Böhmer's Hämatoxylin färbten sich dieselben sofort schön blau, was auf alkalische Reaction derselben hinweist. Auffallend ist es, dass bei *Hibiscus unidens* Lindl. und *Plagi-
anthus pulchellus* (Bonpl.) A. Gr. die anfangs nur an den Blatzzähnen erscheinenden Tropfen neutral, die später auf der Blattfläche auftretenden alkalisch reagiren.

II. Wasserausscheidung bei *Phaseolus multiflorus* Willd.

Ebenso wie für die Malvaceen, stelle ich auch für *Phaseolus multiflorus* keineswegs die Möglichkeit in Abrede, dass die vielbesprochenen Drüsen- oder Keulenhaare ganz oder theilweise die Wasserausscheidung besorgen können; aber die bisher hiefür angegebenen Beweise erscheinen mir noch keineswegs einwandfrei, wie ich bereits in meiner früheren Arbeit²

¹ Ebenso verhält sich das Secretwasser von *Phaseolus multiflorus* Willd. und (nach Koorders, Über die Blütenknospen-Hydathoden einiger tropischen Pflanzen, Leyden 1897) das Kelchwasser von *Spathodea campanulata* Beauv. und *Clerodendron Minahassae* T. et B.; dagegen zeigte sich das Kelchwasser von *Nicanandra physaloides* Gärtner und *Juanulloa parasitica* Ruiz. et Par. nur schwach alkalisch; *Farmentiera cerifera* Seem. schwach sauer. Ich fand eine neutrale Reaction bei: *Hordeum vulgare* L., *Tropaeolum majus* L., *Cineraria rugosa* hort., *Tradescantia zebrina* hort., *Calla* sp., *Populus nigra* L. *Salix* sp., *Helianthus annuus* L., *Saxifraga laevis*; eine schwach alkalische Reaction bei *Saxifraga mutata* L. und *Bryophyllum calycinum* Salisb.

² Untersuchungen über die Ausscheidung von Wassertropfen an den Blättern. Diese Sitzungsber., Bd. CV, S. 545 ff.

auseinandergesetzt habe. Ich habe da die Ansicht ausgesprochen, dass die Wasserausscheidung bei *Phaseolus* möglicherweise durch die Spaltöffnungen erfolgen könne, von denen einige, insbesondere an den Seiten der Blattrippen, wo stets die stärkste Secretion stattfindet, den typischen Wasserspalten sehr ähnlich sehen. Wenn diese Spaltöffnungen, wie Haberlandt¹ angibt, auf Zusatz von verdünntem Glycerin sich ganz oder nahezu ganz schliessen, so beeinträchtigt das durchaus nicht die Ansicht, dass dieselben als Wasserspalten functioniren können; denn ich habe früher² unter Anführung vieler Beispiele darauf hingewiesen, dass die Starrheit der Schliesszellen keineswegs ein Criterium für echte Wasserspalten ist.

Als weiteren Beweis dafür, dass das Wasser hier nicht durch die Spaltöffnungen austreten könne, führt Haberlandt³ folgenden Versuch an: Er verdunkelte einen in einem U-förmigen Glasrohre befestigten Spross von *Phaseolus* durch 9 Stunden und wendete dann künstlichen Druck an, worauf die Secretion nach 12 Stunden erfolgte; die Spaltöffnungen erwiesen sich bei näherer Untersuchung als vollständig geschlossen. Demgegenüber muss ich anführen, dass ich bereits im vorigen Jahre ganze *Phaseolus*-Pflanzen und Sprosse derselben verdunkelte und hierauf die Spaltöffnungen prüfte. Ich habe diese Untersuchungen heuer wiederholt: abgeschnittene, in Wasser stehende Sprosse zeigten nach 12stündiger Verdunkelung die Spaltöffnungen theilweise vollständig geschlossen, theilweise ganz oder halb geöffnet. Bei einer intacten, kräftigen Pflanze waren die Verhältnisse so: nach 12stündiger Verdunkelung kein Verschluss der Spaltöffnungen, ebenso nach 24 Stunden; nach 48 Stunden waren nur einige geschlossen, andere geöffnet. Die der Stahl-schen Kobaltprobe unterzogenen Blätter ergaben ebenfalls ein positives Resultat: die Röthung trat nach kurzer Zeit ein.

Es ist somit sehr wahrscheinlich, dass bei dem von Haberlandt durchgeführten Versuche wenigstens eine Anzahl von Spaltöffnungen mehr oder weniger geöffnet waren.

¹ Zur Kenntniss der Hydathoden. Jahrb. für wiss. Bot., Bd. XXX, S. 523.

² Kritische Untersuchungen über die sogenannten Wasserspalten. Nova acta, Bd. LXIV, S. 167.

³ Zur Kenntniss der Hydathoden, l. c. S. 523.

Ich habe ferner die Thatsache hervorgehoben, dass die mit Sublimatalkohol zum Zwecke der Tödtung der Trichomhydathoden bepinselten Blätter bisweilen schon nach 48 Stunden abfallen. Wenn Haberlandt darauf entgegnet, dass es kaum nöthig sei, die Haltlosigkeit dieses Einwandes näher zu widerlegen, so muss ich darauf hinweisen, dass es mir nur darum zu thun war, ad oculos zu demonstrieren, wie einschneidend in das ganze Leben des Blattes eine derartige, selbst mit grosser Vorsicht ausgeführte Bepinselung ist.

Sowohl bei Anwendung ganzer Pflanzen (*Phaseolus* und Malvaceen) als auch einzelner in Wasser stehenden Sprosse oder Blätter und bei Anwendung künstlichen Druckes, wobei die eingepresste Flüssigkeit Brunnenwasser oder destillirtes Wasser oder eine Kupfervitriollösung war, fand ich stets zum mindestens einen Theil der Intercellularen des Mesophylls mit der betreffenden Flüssigkeit erfüllt.

Wenn Haberlandt sagt, dass nach seinen Untersuchungen die Keulenhaare bei *Phaseolus* weder ein öliges, noch ein harziges oder gummiartiges Secret weder im Zellinhalt noch in den Aussenwänden besitzen, so lässt sich aus diesen negativen Prämissen kein endgiltiger Schluss auf die Function dieser Trichome ziehen.¹

¹ Dass hier die Entscheidung nicht leicht ist, beweisen auch die Ansichten anderer Forscher über dieselbe Frage: Treub, welcher zuerst auf Trichomhydathoden, und zwar auf die Drüsenschuppen in den Wasserkelchen von *Spathodea campanulata* Beauv. hinwies (Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg, III. Bd., 1889), sagt, dass diese Organe hier möglicherweise die Secretion besorgen. Nach Goebel (Über die biologische Bedeutung der Blathöhlen bei *Tozzia* und *Lathraea*, Flora 1897, Heft III, S. 450) ist es höchst wahrscheinlich, dass die Schilddrüsen in den Blathöhlen von *Tozzia* und *Lathraea* wasserabsondernde Organe sind. Obwohl die zwischen den beiden mittleren Deckelzellen dieser Drüsen befindliche kleine Öffnung sehr dafür spricht, dass hier thatsächlich eine Wassersecretion stattfinden kann, ist Goebel selbst durch diesen Nachweis noch nicht vollkommen von der Bedeutung dieser Organe überzeugt; er sagt (l. c. S. 451): »Eine directe Festsetzung, dass die Wasserabsonderung durch diese Drüsen erfolgt, ist bei der Kleinheit derselben kaum möglich; was die kleinen Köpfeindrüsen anbelangt, welche neben den Schilddrüsen vorkommen, so ist ihre Function unbekannt, was übrigens auch für die meisten kleinen Drüsenhaare anderer Pflanzen gilt. Dagegen hat nun Haberlandt in seiner letzten Arbeit (Zur Kenntniss der

Es scheint mir gar nicht unmöglich zu sein, die Wassersecretion bei *Phaseolus multiflorus* direct unter dem Mikroskope zu beobachten und eine sichere Entscheidung zu fällen. Die von mir diesbezüglich bereits angestellten, aber noch nicht zum Abschluss gebrachten Versuche sind folgende:

Wenn man in eine Schale, deren Boden mit einer mässigen Wasserschichte bedeckt ist, ein abgeschnittenes Fiederblatt von *Phaseolus* so legt, dass die morphologische Oberseite derselben das Wasser berührt, während der kurze, gewöhnlich normal zur Lamina stehende Blattstiel ausserhalb des Wassers liegt, und das Ganze unter eine Glasglocke stellt, welche unten mit Wasser abgesperrt ist, so findet die Wasserausscheidung auf der morphologischen Blattunterseite genau in derselben Zeit und mit derselben Stärke statt, wie bei einer intacten Pflanze. Da wegen der horizontalen Lage des Blattes das ausgeschiedene Wasser nicht abfliessen kann, so lässt sich auf diese Weise der Beginn und der Verlauf der Secretion in sehr schöner und bequemer Weise verfolgen. Ich habe nun ein kleines Glaskästchen construiert — 8 *cm* lang, 5 *cm* breit und 1 *cm* hoch — das bequem auf den Tisch des Mikroskopes unter das Objectiv gestellt werden kann. Auf den Boden dieses Kästchens kam eine ganz dünne Wasserschichte und auf dieselbe ein entsprechend kleines Fiederblatt von *Phaseolus* so zu liegen, dass die morphologische Oberseite desselben die Wasserschichte berührte; die dem Objective zugekehrte Glasplatte des Kästchens wurde, um das Anlaufen zu verhindern, mit Glycerin bestrichen und dann die eine bisher offen gehaltene Seite vollständig geschlossen. Die Secretion des liquiden Wassers trat in diesem engen Raume genau so ein wie unter den normalen Verhältnissen. Da die Beobachtung der Ausscheidung nur bei auffallendem Lichte möglich ist, so ist es nothwendig eine entsprechende Linse zur Beleuchtung des Objectes aufzustellen. Leider nöthigte mich die Höhe des Kästchens, nur ein sehr schwaches Objectiv anzuwenden, weshalb die Drüsenhaare und die Spaltöffnungen nicht deutlich sichtbar waren. Auch

Hydathoden, l. c. S. 515 ff.) eben diese Köpfchenhaare von *Lathraea* als Wassersecretionsorgane bezeichnet.

die Beleuchtungslinse war nicht hinreichend kräftig. So viel aber geht schon jetzt aus diesen Voruntersuchungen hervor, dass auf diese Weise der directe Nachweis möglich ist, ob die Wasserausscheidung bei *Phaseolus multiflorus* durch Trichome oder auf andere Weise vor sich geht. Auf eben dieselbe Weise wird es auch gelingen, für die Malvaceen die Hydathoden festzustellen.

III. Wasserausscheidung an abgeschnittenen Sprossen von *Tropaeolum majus* L.

Abgeschnittene, in Wasser stehende Sprosse von *Phaseolus multiflorus* Willd. scheiden im feuchten Raume sehr stark auf der Unterseite der Laubblätter, schwächer auf der Oberseite derselben liquides Wasser aus.¹ Es müssen ganz bedeutende osmotische Druckkräfte vorhanden sein, welche bewirken, dass das Wasser förmlich von den Blättern tropft.

Diese Secretion tritt nur dann, und zwar sehr reichlich ein, wenn die betreffenden Sprosse oder auch einzelne Blätter von kräftigen, im Freien cultivirten Exemplaren genommen werden. Verwendet man aber Sprosse von im Zimmer cultivirten Pflanzen, so wird der Versuch kein oder nur ein schwaches Resultat liefern: ein weiterer Beweis für die oft unberücksichtigt gelassene Thatsache, dass physiologische Versuche mit bei gewöhnlicher Zimmerluft gezogenen Pflanzen, welche sonst im Freien cultivirt werden, nicht immer richtige Schlüsse gestatten.

An einem ganz jungen Blatte eines unter Wasser abgeschnittenen Zweiges von *Tropaeolum majus* L. — das schwächlich gebaute Exemplar war im Kalthaus gezogen worden — konnte ich, wie ich bereits früher mitgetheilt habe,² eine ganz geringe Ausscheidung bemerken, und zwar bereits nach 12 Stunden, nachdem derselbe, im Brunnenwasser stehend, in den feuchten Raum gebracht worden war. Auch bei dieser Pflanze wird die unter den genannten Umständen erfolgende

¹ Nestler, Untersuchung über die Ausscheidung von Wassertropfen an den Blättern. Diese Sitzungsber., Bd. CV, S. 547.

² L. c. S. 524.

Secretion ganz erheblich verstärkt, wenn die zu dem Versuche verwendeten Pflanzentheile von kräftigen, im Freien cultivirten Individuen genommen werden.

In der Luft abgeschnittene, beblätterte Sprosse, welche im Brunnenwasser standen, schieden unter der Glasglocke nach drei Tagen Wasser in Tropfenform aus, und zwar zunächst an den jüngeren Blättern an den Enden der Wasserleitungsbahnen, also an den normalen Secretionsstellen, am vierten Tage auch an einigen älteren Blättern. Der Ort, wo die Wassertropfen sich zeigten, liess deutlich erkennen, dass hier kein Thaubeschlag vorlag. Um den Einfluss einer eventuell bereits vorhandenen Wurzelbildung zu beseitigen, wurde an der Basis des Stengels ein Stück von 3 cm Länge unter Wasser abgeschnitten, nachdem die an den Blättern secernirten Tropfen abgetupft worden waren. Der beblätterte Rest schied bereits nach 12 Stunden an den jüngeren, später auch an den älteren Blättern Wassertropfen aus. Hierauf wurde noch ein Stengelstück abgeschnitten, worauf abermals die Secretion nach kurzer Zeit beobachtet werden konnte.

Im Dunkeln findet diese bei abgeschnittenen *Tropaeolum*-Sprossen eintretende Wasserausscheidung viel früher — durchschnittlich bereits nach 24 Stunden — statt, als im diffusen Lichte, wie die diesbezüglichen Versuche lehrten; in der Stärke der Ausscheidung wurde aber kein Unterschied bemerkt, ob die Zweige unter sonst gleichen Bedingungen im Lichte oder im Dunkeln standen.

Im Thermostaten bei constanter Temperatur von 25° C. trat bereits nach 24 Stunden eine schwache, nach 48 Stunden eine starke Ausscheidung am Stengel ein.¹

¹ Das Phänomen der Wasserausscheidung findet bei einer Anzahl von Pflanzen bei jeder niederen und wahrscheinlich auch bei jeder hohen Temperatur statt, bei welcher die betreffende Pflanze überhaupt noch am Leben ist, vorausgesetzt dass ein entsprechender Feuchtigkeitsgehalt der Luft vorhanden ist. Was die Ausscheidung bei niederer Temperatur anbelangt, so konnte ich durch einige Wochen hindurch beobachten, dass bei nahezu constantem +3·5° C. und bei einem Feuchtigkeitsgehalt der Luft von 97—98 morgens, mittags und abends ununterbrochen eine starke Secretion stattfand bei: *Tropaeolum majus* L., *Mimulus moschatus* L., *Cineraria rugosa* (hortorum,

Im Hinblick auf die von einigen Forschern¹ geäußerte Ansicht, dass Wassersecretion an abgeschnittenen Sprossen, und zwar an den normalen Wasserausscheidungsstellen, wo Epithem und Wasserspalten vorhanden sind, die active Theilnahme des Epithemgewebes an der liquiden Secretion beweisen könne, muss ganz besonders hervorgehoben werden, dass auch an den Stengeln abgeschnittener *Tropaeolum*-Sprosse — aber nicht an den Blattstielen — nicht selten kleinere und grössere, bisweilen sogar eine relativ bedeutende Menge ausgeschiedener Wassertropfen wahrgenommen wurden, also an solchen Stellen, wo von vornherein ein Epithemgewebe vollständig ausgeschlossen ist. Um den Bau dieser Ausscheidungsstellen an dem Stengel untersuchen zu können, wurde zunächst um je einen ausgeschiedenen Tropfen ein kleiner Kreis mit Tusch angebracht; auf diese Weise waren die Secretstellen genau markirt. Die anatomische Untersuchung derselben zeigte, dass hier das Wasser durch Spaltöffnungen ausgetreten war, welche in Lage und Form von den gewöhnlichen Stomata etwas abweichen: die beiden Schliesszellen (Fig. 10) bilden in der Flächenansicht der Epidermis eine kreisrunde Form; sie haben eine weite, runde Öffnung und liegen ein wenig unter dem Niveau der Epidermiszellen; ihre innere Athemhöhle ist von rundlichen Parenchymzellen begrenzt, wie sie ganz allgemein unter der Stengelepidermis liegen. Bei Zusatz von 10⁰/₀ Kochsalzlösung wird die Centralspalte etwas verengt, selten ganz geschlossen, eine Erscheinung, welche auch bei typischen Wasserspalten² (z. B. bei *Stellaria media*, *Fuchsia* u. a.) beobachtet werden kann, wenn diese Spaltöffnungen nicht zu alt sind. Von einem Epithemgewebe ist keine Spur vorhanden, Trichome fehlen ebenfalls. Derartige eben beschriebene Spaltöffnungen sind bei aufmerksamer Durchmusterung der Stengel-epidermis nicht schwer zu finden, fehlen aber, wie es scheint, vollkommen den Blattstielen.

Wasser- und Erdculturen), *Calla* sp., *Coleus* sp., *Equisetum hiemale* L., *Ver-schaffeltia* sp. u. A.

¹ Vergl. Haberlandt, Das tropische Laubblatt, l. c. S. 85.

² Nestler, Kritische Untersuchungen über die sogenannten Wasserspalten. Nova acta, Bd. LXIV, Nr. 3, S. 167.

Aus diesen Untersuchungen geht hervor, dass die unter günstigen Umständen an den Enden der Wasserbahnen austretenden Wassertropfen nicht auf die active Thätigkeit des Epithemgewebes zurückgeführt werden können, da dieselbe Erscheinung unter den gleichen Bedingungen auch an solchen Stellen eintritt, wo kein Epithemgewebe vorhanden ist. Es werden unter den bezeichneten Verhältnissen gewisse osmotische Kräfte wirksam, welche jenes Phänomen veranlassen.

IV. Bisher nicht beobachtete Ausscheidung bei einigen Pflanzen.

Im Folgenden gebe ich einige Details über Wasserausscheidung von Pflanzen an, welche bisher nicht beachtet worden ist.

Polygonatum officinale All.

Nicht blühende, mit je drei Laubblättern versehene Triebe, im September gesammelt, wurden sammt dem Wurzelstocke, welcher in der Erde des natürlichen Standortes geblieben war, in einen feuchten Raum gebracht. Erst nach fünf Tagen zeigten die Blätter an der äusseren Spitze je einen Wassertropfen. An der Stelle der Secretion konnte ich weder einen Riss, noch eine Spaltöffnung erkennen; die Epidermiszellen zeigten den normalen Bau; die hier sich vereinigenden Gefässbündelstränge lassen einige wenige frei endende Tracheiden erkennen, welche durchschnittlich 0.2 mm von der äussersten Blattspitze entfernt sind; ein Epithemgewebe fehlt vollständig.

Juncus articulatus. L.

Junge Pflanzen zeigen unter günstigen Verhältnissen in kurzer Zeit das Phänomen der Wassersecretion, und zwar an der Blattspitze, aber noch auf der morphologischen Oberseite des Blattes, seltener am Rande des Blattes $2 - 4 \text{ cm}$ von der Spitze entfernt. Hier geschieht der Ausfluss des Wassers durch Wasserspalten, welche in der Flächenansicht denen der Gräser sehr ähnlich sind. Sie sind zum Unterschiede von den länglichen Luftspalten mehr weniger rund und mit einem kleinen runden Porus versehen (Fig 11, 12). Die ersten Wasserspalten liegen unmittelbar an der Blattspitze über den drei hier sich verein-

genden Gefässbündelsträngen. Auf dieselben folgt knapp am Rande des Blattes je eine Reihe von Spaltöffnungen, von denen aber nur die der Spitze zunächst liegenden die Form von Wasserspalten erkennen lassen; bisweilen zeigen nur die ersten fünf Spaltöffnungen dieser Reihen eine von den Luftspalten verschiedene Form, während die folgenden mehr oder weniger den Luftspalten gleichen. Sie sind entweder genau über dem Randstrange oder ein wenig seitlich von demselben angeordnet. Dass sie der Wassersecretion dienen, zeigt die directe Beobachtung; bei älteren Blättern, welche eine braune, vertrocknete Blattspitze haben, kann man stets die Tropfenausscheidung am Rande wahrnehmen. Ausser einigen ganz vereinzelt vorkommenden Spaltöffnungen auf der übrigen Fläche sind die Randspalten die einzigen der morphologischen Blattoberseite. Die Verhältnisse der Wassersecretion sind demnach bei *Juncus articulatus* L. dieselben, wie bei *Tradescantia viridis* (hortorum)¹ und bei der folgenden Species.

Dichorisandra discolor.

0·16 *mm* vom Rande des Blattes entfernt verläuft ein Randstrang, dessen Holztheil aus drei bis vier grösseren und einigen kleineren Spiraltracheiden besteht; an diesen Holztheil schliessen sich einige wenige Bastelemente an. Über diesem Strange zeigt die Oberseite des Blattes eine kleine, rippenförmige Erhebung, welche dem Blattrande parallel verläuft und schräg gegen diesen abfällt. Auf dieser Emporwölbung liegt eine Reihe von Spaltöffnungen, welche in Entfernungen von durchschnittlich 0·1 *mm* von einander stehen und ebenso gebaut sind, wie die Wasserspalten von *Tradescantia viridis*: die deutliche, äussere Athemhöhle, welche den Luftspalten fehlt, und der weit geöffnete Porus zeigen ihre besondere Function an: jede im feuchten Raume stehende *Dichorisandra* lässt an dem bezeichneten Orte die Wasserausscheidung erkennen. Ausser diesen Wasserspalten hat die morphologische Blattoberseite noch sehr vereinzelte Luftspalten, zerstreut über die Blattfläche.

¹ Nestler, Untersuchungen über die Ausscheidung von Wassertropfen an den Blättern; I. c. S. 541.

Schizostylis coccinea.

Ausscheidung nur an der Spitze der schmalen grasähnlichen Blätter, und zwar entweder auf der Ober- oder auf der Unterseite; hier liegen unmittelbar hinter der Blattspitze mehr oder weniger zahlreiche typische Wasserspalten, welche schon durch ihre Form sich deutlich von den Luftspalten unterscheiden.

V. Zusammenfassung.

In derselben Weise, wie ich bereits für *Phaseolus multiflorus* Willd. nachgewiesen habe (Sitzungsb. der kais. Akad. der Wiss. in Wien, Bd. CV) findet auch bei vielen (wahrscheinlich bei allen) Malvaceen sehr reiche Ausscheidung flüssigen Wassers an den Blättern sowohl intacter Pflanzen, als auch abgeschnittener Sprosse, sogar an einzelnen Blättern statt, und zwar vorherrschend auf der morphologischen Unterseite, schwächer auf der Oberseite derselben. Durch diese Beobachtung ist die bisher geltende Ansicht widerlegt, dass bei den Malvaceen überhaupt keine Wasserausscheidung in Tropfenform vorkommt. Untersucht wurden: *Althaea*, *Abutilon*, *Malva*, *Lavatera*, *Palava*, *Hibiscus*, *Plagianthus* und *Kitaibelia*. Es ist vorläufig unbestimmt, ob hier die Secretion durch Trichome, Spaltöffnungen oder sehr eigenthümlich gebaute Schleimzellen erfolgt.

Auch für *Phaseolus multiflorus* Willd. ist bisher kein endgiltiger Beweis erbracht worden, dass hier die Ausscheidung, wie auf Grund der Untersuchungen von Haberlandt angenommen wird, durch Drüsenhaare erfolgt.

Abgeschnittene, im Wasser stehende kräftige Sprosse von *Tropaeolum majus* L. scheiden im feuchten Raume nicht nur an den Gefässbündelenden am Rande der Blätter, sondern auch am Stengel liquides Wasser aus, und zwar im letzten Falle durch Spaltöffnungen, welche typischen Wasserspalten ähnlich sind.

Weitere Beispiele dafür, dass die Wasserausscheidung in flüssiger Form auch an solchen Stellen stattfinden kann, wo weder Gefässbündelenden noch ein Epithemgewebe sich

vorfindet, sind ausser *Tradescantia viridis* (hortorum) und *Tropaeolum majus* L. noch *Juncus articulatus* L. und *Dichorisanthra discolor*.

Erklärung der Zeichnungen.

Fig. 1—4. Trichome von *Althaea cannabina* L. (1, 3, 4) und *Althaea rosea* L. (2). V. 200.

Fig. 5—9. Schleimzellen der Malvaceenblätter:

5. Epidermiszelle der Blattoberseite von *Sidalcea candida* A. Gr. in der Flächenansicht; die Aussenmembran ist scheinbar durch ein Loch perforirt.

6. Epidermiszelle der Blattoberseite von *Kitaibelia vitifolia* L. Über dem scheinbaren Loche liegt ein Zellkern, umgeben von schaumigem Plasma.

7—9. Querschnitte durch Schleimzellen der Blattoberseite von *Sidalcea candida* A. Gr. (7 = Alkoholmaterial und in Alkohol untersucht; 8 und 9 = Schnitte durch ein lebendes Blatt und in Wasser untersucht). *s* in Fig. 7 = Schleimschichten; in 8 und 9 ist der Schleim (*s*) nicht mehr vorhanden; *m* zarte, in der Mitte sackartig erweiterte, bisweilen verschiedenartige Ausstülpungen (9) zeigende Membran; oberhalb derselben ein Zellkern und Plasma. V. 320.

Fig. 10. Wasserspalte am Stengel von *Tropaeolum majus* L.

Fig. 11—12. Wasserspalten an der Blattspitze von *Juncus articulatus* L. V. 300.
